

中国狸尾豆属及其近缘属的形态变异研究

和澳祥, 段微微, 赵雪利*
(西南林业大学 林学院, 昆明 650224)

摘要: 狸尾豆属 (*Uraria* Desv.) 及其近缘的蝙蝠草属 (*Christia* Moench) 和算珠豆属 (*Urariopsis* Schindl.) 的属间属内分类一直存在争议。为探究狸尾豆属及其近缘属的形态变异规律, 并为其分类提供形态学数据, 该文基于 3 属 15 种 43 个居群的 296 份标本, 在居群水平上, 对其叶片、花序、花、果实及种子的 24 个形态性状进行观察统计, 并进行了均值分析、主成分分析和聚类分析。结果表明: (1) 狸尾豆属与蝙蝠草属 (台湾蝙蝠草除外) 的属间界限清晰, 叶长、顶生小叶长和宽、花萼在花后是否膨大是属间的重要分类特征; 而其与算珠豆属的属间界限不清晰。(2) 狸尾豆属的种间变异大, 叶长、侧生小叶长、旗瓣长、花序类型和花序轴上的毛被类型可以作为种间的关键分类性状; 在蝙蝠草属中, 叶长、托叶长、顶生小叶长和侧生小叶长具有重要的分类价值; 在算珠豆属中, 花序长是种间关键分类性状。(3) 在欧氏距离为 16.5 时, 15 个种聚为 4 支, 其中美花狸尾豆和猫尾草各聚为一支, 蝙蝠草属 (除台湾蝙蝠草外) 聚为一支, 狸尾豆属、算珠豆属以及蝙蝠草属的台湾蝙蝠草聚为一支, 支持将台湾蝙蝠草和算珠豆属归并入狸尾豆属中。该研究为狸尾豆属及其近缘属的分类和进化相关研究提供了形态学证据。

关键词: 豆科, 山蚂蝗族, 聚类分析, 主成分分析, 分类学意义

中图分类号: Q949

文献标识码: A

Morphological variation of *Uraria* Desv. (Fabaceae) and its related genera in China

HE Aoxiang, DUAN Weiwei, ZHAO Xueli*

(College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: Classifications of *Uraria* and its related genera have long been controversial. To explore the patterns of morphological variation and provide morphological data for the taxonomy of these genera, we conducted mean analysis, principal component analysis, and cluster analysis of 24 morphological characters based on 296 specimens from 43 populations. The results were as follows: (1) The intergeneric boundary between *Uraria* and *Christia* (excluding *C. campanulata*) was clear, and length of leaf, length and width of terminal leaflet, and whether the calyx enlarged after flowering period were valuable taxonomic traits, while the boundary with *Urariopsis* was not clear. (2) Within *Uraria*, length of leaf, leaflet and standard, types of inflorescence and hairs on rachis could be used as the key taxonomic characters. Within *Christia*, length of leave, stipule, terminal leaflet and lateral leaflet were of great taxonomic value. Within *Urariopsis*, length of inflorescence was of great taxonomic significance. (3) At an Euclidean distance of 16.5, the 15 species were clustered into four clades, of which *U. picta* and *U. crinita* were clustered as two

基金项目: 国家自然科学基金 (31800170)。

第一作者: 和澳祥 (2000—), 硕士研究生, 主要从事植物分类研究, (E-mail)haoxianger@outlook.com。

***通信作者:** 赵雪利, 博士, 副教授, 主要从事植物分类研究, (E-mail)zhaoxueli@swfu.edu.cn。

monophyletic clades, respectively. The genus *Christia* (except *C. campanulata*) was clustered into an monophyletic clade, and the other nine species were clustered into one clade. For taxa that were taxonomically controversial, our results supported that *C. campanulata* and *Urariopsis* should be attributed to the genus *Uraria*. The present study could provide a basis for the taxonomy and evolution of *Uraria* and its related genera.

Key words: Fabaceae, Desmodieae, cluster analysis, principal component analysis, taxonomic significance

狸尾豆属 (*Uraria* Desv.) 及其近缘的蝙蝠草属 (*Christia* Moench) 和算珠豆属 (*Urariopsis* Schindl.) 隶属于豆科 (Fabaceae) 山蚂蝗族 (Desmodieae), 该类群约 35 种, 主要分布于热带亚洲; 中国有 15 种, 主要分布于北纬 25°以南的地区 (杨衔晋等, 1981, 1995; 多识团队, 2016 至今), 其中很多种类具有药用价值, 如狸尾豆 (*Uraria lagopodioides*)、美花狸尾豆 (*U. picta*) 和蝙蝠草 (*Christia vespertilionis*) 含有三萜类、黄酮类和异黄酮酮等化合物, 可用于治疗哮喘、痢疾、溃疡以及疟疾引起的发烧 (Sivakumar et al., 2012; Lee, 2020; Thien et al., 2021, 2022)。

狸尾豆属、蝙蝠草属和算珠豆属植物在形态上既有区别, 又存在重叠。这三个属的物种都具有荚节反复折叠的荚果; 但算珠豆属植物的每荚节的连接点在相邻荚节的中央, 而蝙蝠草属和狸尾豆属植物的则在每荚节的边缘。另外, 蝙蝠草属植物的花萼会在花后增大而全包荚果, 而狸尾豆属和算珠豆属植物的花萼于花后不增大 (杨衔晋等, 1981, 1995)。

基于以上形态特征, 狸尾豆属与算珠豆属、蝙蝠草属的属间界限、部分种的分类位置一直存在争议。Schindler (1916) 基于算珠豆属与狸尾豆属植物荚果每荚节连接点的不同建立了算珠豆属, 该分类修订得到了一些研究者的支持 (Gagnepain, et al., 1938; Meeuwen et al., 1961; 杨衔晋等, 1981, 1995), 但也有一些研究者认为仅凭少数性状将其独立作为一个属是不合理的 (Hutchinson, 1964; De et al., 1980; Kenicer, 2005; Ohashi et al., 2006)。蝙蝠草属的台湾蝙蝠草 (*Christia campanulata*) 表现出了狸尾豆属和蝙蝠草属的中间过渡类型, 其具有蝙蝠草属植物典型的花萼花后增大的特征, 但其他形态特征 (如习性、叶形等) 却与狸尾豆属相似, 因此其分类位置一直存在争议 (杨衔晋等, 1981, 1995; Ohashi et al., 2007)。此外, 狸尾豆属及近缘属中部分种的种内变异大, 与近缘种的种间界限也需澄清, 如猫尾草 (*Uraria crinita*) 和美花狸尾豆; 蝙蝠草和海南蝙蝠草 (*Christia hainanensis*) 等。前人对于狸尾豆属及其近缘属的系统分类做出了部分重要的阶段性工作 (杨衔晋等, 1981, 1995; Huang et al., 2010; Ohashi et al., 2018), 然而, 算珠豆属是否成立, 台湾蝙蝠草应归为狸尾豆属还是算珠豆属, 近缘种的种内种间变异规律, 以及属间和属内种间的关键分类特征仍有待研究。

形态学研究是分类学研究的一个重要手段, 可以阐明物种形态变异式样, 是正确划分物种的基础。在居群水平上进行形态变异分析, 可以对不同环境影响下的形态变异类型进行比较, 确定形态变异规律, 为近缘种的划分提供依据 (杨继, 1991; 赵雪利等, 2020)。现有的植物分类修订工作中, 有相当一部分物种的形态描述是基于一份或几份模式标本 (type specimen) 建立, 进而确定相应的概念边界; 而现有物种的区分则依靠已确定的某个特征来进行。然而, 随着实地采集标本的增多以及分子层面相关研究的开展, 这种概念

边界就可能变得模糊或是发生改变，相应的物种划分也可能变得不准确（Rakic et al., 2012; Barley et al., 2013; Jacobs et al., 2019; Wicclaw et al., 2021; 马小磊等, 2022），如基于大量标本的列当科（Orobanchaceae）火焰草属（*Castilleja* Mutis ex L. f.）、莎草科（Cyperaceae）藁草属（*Carex* L.）的形态变异研究均表明，基于模式标本的分类特征不能很好地进行这些属内物种的划分。因此，全面准确的形态变异分析对于物种的准确描述和划分至关重要，也有助于理解物种形成过程以及保护生物多样性。

综上所述，本研究以中国狸尾豆属及其近缘属植物为研究对象，在居群水平上，开展形态性状的统计分析，拟探讨以下问题：（1）属间及属内种间形态变异规律如何；（2）属间及属内种间有价值的分类性状有哪些；（3）狸尾豆属和近缘属的属间界限，以及有争议物种的系统位置如何。以期为狸尾豆属及其近缘属的分类和进化提供更为全面准确的形态学证据。

1 材料与方法

1.1 材料的收集

本研究共选取中国狸尾豆属、蝙蝠草属和算珠豆属 15 个物种 43 个居群的 296 份标本，其中 262 份标本来源于研究团队的野外采集，保存于西南林业大学植物标本馆（SWFC），其余 34 份分别来源于中国科学院华南植物园标本馆（IBSC）、中国科学院植物研究所标本馆（PE）、中国科学院成都生物研究所植物标本馆（CDBI）、中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）、中国科学院西双版纳热带植物园标本馆（HITBC）、福建省亚热带植物研究所标本馆（FJSI）、广西植物研究所标本馆（IBK）、广西药用植物园标本馆（GXMG）、江苏省·中国科学院植物研究所标本馆（NAS）的馆藏标本。由于不同物种的分布区和野外种群大小差别较大，尤其是个别狭域分布且野外种群小的物种的标本很少，因此居群标本数量为 2~21 份，具体采集信息见表 1。

表 1 国产狸尾豆属及其近缘属 42 个居群的采集信息

Table 1 Voucher information of the 42 populations of *Uraria* and its related genera

居群编号 Population No.	种 Species	采集地 Location	采集号 Voucher	标本数量 Specimen size
1	短序算珠豆 <i>Urariopsis brevissima</i>	广东惠东 Huidong, Guangdong	ZXL561 (SWFC)	6
2	算珠豆 <i>U. cordifolia</i>	云南红河 Honghe, Yunnan	毛品一 5332 (KUN)	3
3	算珠豆 <i>U. cordifolia</i>	广西隆林 Longlin, Guangxi	李荫昆 474 (IBK)	3
4	猫尾草 <i>Uraria crinita</i>	云南富宁 Funing, Yunnan	ZXL400 (SWFC)	3
5	猫尾草 <i>U. crinita</i>	广东惠州 Huidong, Guangdong	ZXL558 (SWFC)	4
6	滇南狸尾豆 <i>U. lacei</i>	贵州安龙 Anlong, Guizhou	ZXL813 (SWFC)	3
7	滇南狸尾豆 <i>U. lacei</i>	广西百色 Baise, Guangxi	田林普查队 451029121205010 (GXMG)	3
8	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	云南元江 Yuanjiang, Yunnan	ZXL381 (SWFC)	6
9	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	云南富宁 Funing, Yunnan	ZXL406 (SWFC)	5
10	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	广西平果 Pingguo, Guangxi	ZXL426 (SWFC)	3
11	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	广西平果 Pingguo, Guangxi	ZXL431 (SWFC)	6

12	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	广西崇左 Chongzuo, Guangxi	ZXL444 (SWFC)	3
13	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	广西田林 Tianlin, Guangxi	ZXL592 (SWFC)	9
14	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	广西德宝 Debao, Guangxi	ZXL647 (SWFC)	15
15	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	广西西林 Xilin, Guangxi	ZXL864 (SWFC)	14
16	福建狸尾豆 <i>U. neglecta</i>	福建南平 Nanping, Fujian	何国生 1206 (FJSI)	2
17	福建狸尾豆 <i>U. neglecta</i>	浙江泰顺 Taishun, Zhejiang	左大勋等 23657 (NAS)	3
18	福建狸尾豆 <i>U. neglecta</i>	广东韶关 Shaoguan, Guangdong	刘心祈 24315 (IBSC)	3
19	福建狸尾豆 <i>U. neglecta</i>	广西崇左 Chongzuo, Guangxi	梁向日 68684 (IBK)	4
20	长圆叶狸尾豆 <i>U. oblonga</i>	云南马关 Maguan, Yunnan	高信芬 543 (CDBI)	2
21	长圆叶狸尾豆 <i>U. oblonga</i>	云南勐腊 Mengla, Yunnan	李宝贵 9910197 (HITBC)	2
22	美花狸尾豆 <i>U. picta</i>	广西崇左 Chongzuo, Guangxi	ZXL448 (SWFC)	10
23	美花狸尾豆 <i>U. picta</i>	云南元谋 Yuanmou, Yunnan	ZXL663 (SWFC)	5
24	钩柄狸尾豆 <i>U. rufescens</i>	云南勐腊 Mengla, Yunnan	YLZB4792 (SWFC)	2
25	中华狸尾豆 <i>U. sinensis</i>	云南大理 Dali, Yunnan	ZXL909 (SWFC)	5
26	中华狸尾豆 <i>U. sinensis</i>	云南大理 Dali, Yunnan	ZXL926 (SWFC)	3
27	中华狸尾豆 <i>U. sinensis</i>	云南怒江 Nujiang, Yunnan	ZZM1045 (SWFC)	21
28	中华狸尾豆 <i>U. sinensis</i>	四川雷波 Leibo, Sichuan	ZZM1143 (SWFC)	15
29	中华狸尾豆 <i>U. sinensis</i>	四川泸定 Luding, Sichuan	ZZM1177 (SWFC)	17
30	台湾蝙蝠草 <i>Christia campanulata</i>	广西那坡 Napo, Guangxi	ZXL458 (SWFC)	8
31	台湾蝙蝠草 <i>C. campanulata</i>	广西西林 Xilin, Guangxi	ZXL865 (SWFC)	7
32	台湾蝙蝠草 <i>C. campanulata</i>	云南麻栗坡 Malipo, Yunnan	高信芬 518 (CDBI)	2
33	长管蝙蝠草 <i>C. constricta</i>	海南东方 Dongfang, Hainan	ZXL624 (SWFC)	4
34	长管蝙蝠草 <i>C. constricta</i>	广东徐闻 Xuwen, Guangdong	徐关调查队 715 (CDBI)	3
35	海南蝙蝠草 <i>C. hainanensis</i>	海南乐东 Ledong, Hainan	刘欣祈 27104 (PE/IBK/IBSC)	4
36	铺地蝙蝠草 <i>C. obcordata</i>	广西平果 Pingguo, Guangxi	ZXL428 (SWFC)	11
37	铺地蝙蝠草 <i>C. obcordata</i>	广西那坡 Napo, Guangxi	ZXL436 (SWFC)	4
38	铺地蝙蝠草 <i>C. obcordata</i>	广东深圳 Shenzhen, Guangdong	ZXL564 (SWFC)	11
39	铺地蝙蝠草 <i>C. obcordata</i>	广西田林 Tianlin, Guangxi	ZXL594 (SWFC)	14
40	蝙蝠草 <i>C. vespertilionis</i>	广西武鸣 Wuming, Guangxi	ZXL435 (SWFC)	3
41	蝙蝠草 <i>C. vespertilionis</i>	广西崇左 Chongzuo, Guangxi	ZXL442 (SWFC)	17
42	蝙蝠草 <i>C. vespertilionis</i>	广西武鸣 Wuming, Guangxi	ZXL452 (SWFC)	8
43	蝙蝠草 <i>C. vespertilionis</i>	海南昌江 Changjiang, Hainan	ZXL613 (SWFC)	20

1.2 形态性状的选择和测量

依据《中国植物志》和 *Flora of China* (FOC) 中对狸尾豆属及其近缘属的描述和检索表 (杨衔晋等, 1981, 1995; Huang et al., 2010), 选取了 24 个重要分类性状, 其中包括 21 个数量性状和 3 个质量性状 (表 2)。数量性状用游标卡尺进行测量, 精度为 0.1 mm, 为减少测量工具带来的误差, 每个性状进行 3 次重复测量; 对质量性状的不同表现状态进行数值化赋值 (表 2)。

表 2 性状及编码

Table 2 Traits and its coding

序号 No.	性状及编码 Traits and its coding	测量类型 Type of measurement
1	花序类型: 总状花序 (0); 圆锥花序 (1); 总状/圆锥花序 (2) Types of inflorescence: Raceme (0); Panicle (1); Raceme or Panicle (2)	质量性状 Qualitative character
2	花序轴上的毛被类型: 柔毛 (0); 腺毛 (1) Hairs on rachis: Pilose (0); Glandular pubescent (1)	质量性状 Qualitative character
3	花萼是否在花期膨大: 是 (0); 否 (1) Whether the calyx enlarges during the flowering period: Yes (0); No (1)	质量性状 Qualitative character
4	叶长 Length of leaf (LLE): mm	数量性状 Quantitative character
5	叶柄长 Length of petiole (LPE): mm	数量性状 Quantitative character
6	托叶长 Length of stipule (LST): mm	数量性状 Quantitative character
7	小叶数 Number of leaflets (NLE)	数量性状 Quantitative character
8	顶生小叶长 Length of terminal leaflet (LTL): mm	数量性状 Quantitative character
9	顶生小叶宽 Width of terminal leaflet (WTL): mm	数量性状 Quantitative character
10	侧生小叶长 Length of lateral leaflet (LLL): mm	数量性状 Quantitative character
11	侧生小叶宽 Width of lateral leaflet (WLL): mm	数量性状 Quantitative character
12	顶生小叶长宽比 Length-width ratio of the terminal leaflet (LRT)	数量性状 Quantitative character
13	侧生小叶长宽比 Length-width ratio of the lateral leaflet (LRL)	数量性状 Quantitative character
14	花序长 Length of inflorescence (LIN): mm	数量性状 Quantitative character
15	花梗长 Length of pedicel (LPD): mm	数量性状 Quantitative character
16	花萼长 (花期) Length of calyx (flowering period) (LCL): mm	数量性状 Quantitative character
17	旗瓣长 Length of standard (LSA): mm	数量性状 Quantitative character
18	果柄长 Length of petiole (LPT): mm	数量性状 Quantitative character
19	荚果长 Length of pod (LPO): mm	数量性状 Quantitative character
20	荚节长 Length of article (LAR): mm	数量性状 Quantitative character
21	荚节宽 Width of article (WAR): mm	数量性状 Quantitative character
22	荚节数 Number of articles (NAR)	数量性状 Quantitative character
23	种子长 Length of seed (LSE): mm	数量性状 Quantitative character
24	种子宽 Width of seed (WSE): mm	数量性状 Quantitative character

1.3 数据分析

将记录的数据导入 Excel 2019 中进行整理, 利用 SPSS 27.0 (IBM Corp., Armonk, NY, USA) 对狸尾豆属及其近缘属的形态性状数据进行均值分析、非参数检验和主成分分析。根据不同性状的平均值和标准偏差计算各属种间和种内变异系数 (CV =标准偏差/平均值), 在计算种间变异系数时为排除种内变异的影响, 取各种中位数计算各属种间的平均值。在排除均值分析结果中极端值和奇异值后, 利用 Origin 2021 (OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA) 生成小提琴点图, 进行可视化处理。为进一步明确狸尾豆属及其近缘属的亲缘关系, 先将初始数据进行标准差标准化处理, 再进行相关性分析, 即排除高相关性 ($r>0.7$) 的性状后进行聚类分析。

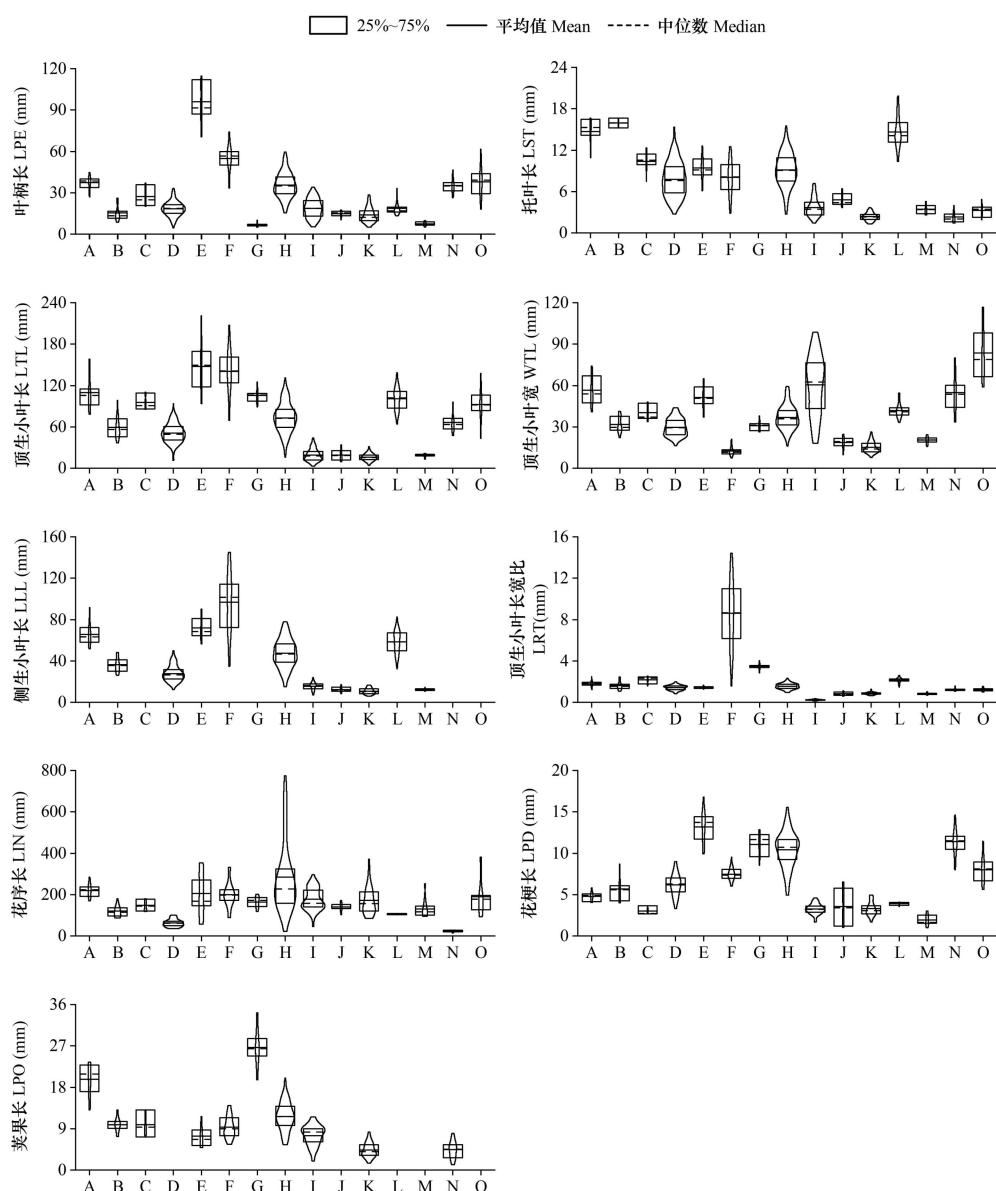
2 结果与分析

2.1 均值分析

对 21 个数量性状进行的均值分析结果显示 (表 3、表 4), 狸尾豆属、蝙蝠草属和算珠豆属中种间变异系数大于 0.7 的性状分别为叶柄长、侧生小叶宽和顶生小叶长宽比, 叶

长、托叶长、顶生小叶长和侧生小叶长，花序长。其中，狸尾豆属中美花狸尾豆的叶柄长、侧生小叶宽和顶生小叶长宽比的中位数和极差均远大于其他物种，其种间变异系数较大；通过对结果进行分析，可以得出狸尾豆属中部分变异系数大于 0.45 的性状能够较好的区分不同：叶长、顶生小叶长、花梗长、旗瓣长和荚果长。种内变异系数大于 0.5 的性状分别为福建狸尾豆的托叶长、蝙蝠草和美花狸尾豆的顶生小叶长宽比、猫尾草和中华狸尾豆的花序长、长管蝙蝠草的花梗长。猫尾草和美花狸尾豆的最大小叶数和最小小叶数均为 5 片及以上，其余种均为 3 片及以下，其中长圆叶狸尾豆、钩柄狸尾豆、算珠豆和短序算珠豆为单叶。

选择 15 个种内平均变异系数大于 0.2 的性状，包括叶柄长、托叶长、顶生小叶长、顶生小叶宽、侧生小叶长、顶生小叶长宽比、花序长、花梗长和荚果长共 9 个性状，利用小提琴点图（图 1）对它们在 15 个种内的数据分别进行可视化处理，以此来显示这些性状种间种内的变异程度。图 1 结果显示，当样本数量的分布在 25%~75%时，部分物种的性状特征与其他物种有明显区分：蝙蝠草、海南蝙蝠草、长管蝙蝠草和铺地蝙蝠草的顶生小叶长、侧生小叶长和顶生小叶长宽比小于其他物种；蝙蝠草、海南蝙蝠草、长管蝙蝠草、铺地蝙蝠草、算珠豆和短序算珠豆的托叶长明显小于其他物种的托叶长；美花狸尾豆的顶生小叶长宽比明显大于其他物种，这与美花狸尾豆的叶形为线状长圆形或窄披针形的特征相一致；狸尾豆和短序算珠豆的花序长明显小于其他物种；美花狸尾豆的叶柄长和顶生小叶长宽比大于其他物种，滇南狸尾豆、福建狸尾豆和台湾蝙蝠草的托叶长大于其他物种，滇南狸尾豆和长圆叶狸尾豆的荚果长要明显大于其他物种。在这 9 个性状中，除顶生小叶长宽比、花序长和荚果长可以分别从 15 个种中区分出美花狸尾豆、短序算珠豆、长圆叶狸尾豆，其余性状均无法很好的区分出单个物种。



A. 滇南狸尾豆; B. 福建狸尾豆; C. 钩柄狸尾豆; D. 狸尾豆; E. 猫尾草; F. 美花狸尾豆; G. 长圆叶狸尾豆; H. 中华狸尾豆; I. 蝙蝠草; J. 海南蝙蝠草; K. 铺地蝙蝠草; L. 台湾蝙蝠草; M. 长管蝙蝠草; N. 短序算珠豆; O. 算珠豆。

A. *Uraria lacei*; B. *U. neglecta*; C. *U. rufescens*; D. *U. lagopodioides*; E. *U. crinita*; F. *U. picta*; G. *U. oblonga*; H. *U. sinensis*; I. *Christia vespertilionis*; J. *C. hainanensis*; K. *C. obcordata*; L. *C. campanulata*; M. *C. constricta*; N. *Urariopsis brevissima*; O. *U. cordifolia*.

图 1 9 个数量性状的小提琴点图

Fig. 1 Violin dot plot of nine quantitative traits

表 3 狸尾豆属的 21 种数量性状的均值分析表

Table 3 Mean value analysis of 21 quantitative traits in *Uraria*

性状 Trait	狸尾豆属 <i>Uraria</i>	狸尾豆 <i>U. lagopodioides</i>	长圆叶狸 尾豆 <i>U. oblonga</i>	猫尾草 <i>U. crinita</i>	滇南狸尾豆 <i>U. lacei</i>	福建狸尾豆 <i>U. neglecta</i>	美花狸尾豆 <i>U. picta</i>	钩柄狸尾豆 <i>U. rufescens</i>	中华狸尾豆 <i>U. sinensis</i>
叶长 LLE	157.1±131.4 (0.455)	65.2±39.6 (0.240)	114.9±20.2 (0.115)	236.0±52.5 (0.142)	148.3±38.0 (0.140)	82.6±29.3 (0.203)	204.1±63.8 (0.159)	126.4±20.6 (0.153)	110.6±59.2 (0.234)
叶柄长 LPE	59.9±54.8 (0.773)	20.0±13.3 (0.283)	7.5±2.5 (0.237)	64.7±50.0 (0.339)	35.8±8.9 (0.133)	17.4±8.7 (0.354)	58.0±21.9 (0.144)	28.6±8.4 (0.271)	46.9±31.5 (0.274)
托叶长 LST	1~7 (0.393)	86±5.8 (0.314)	—	9.4±3.3 (0.192)	13.8±2.9 (0.138)	12.1±4.5 (0.527)	7.7±4.8 (0.321)	11.1±1.2 (0.090)	9.1±6.4 (0.266)
小叶数 NLE	1~3 (0.380)	1~3 (0.330)	1 (0.000)	5~7 (0.038)	3 (0.000)	1~3 (0.100)	5~7 (0.113)	1~3 (0.365)	1~3 (0.118)
顶生小叶长 LTL	99.1±78.9 (0.340)	54.5±34.2 (0.265)	106.9±18.1 (0.110)	81.2±22.5 (0.183)	105.8±27.7 (0.159)	60.6±30.5 (0.159)	126.05±52.0 (0.282)	96.0±11.0 (0.246)	63.3±36.6 (0.110)
顶生小叶宽 WTL	40.8±33.3 (0.377)	30.2±13.9 (0.214)	32.2±5.9 (0.135)	50.9±13.9 (0.182)	57.5±16.6 (0.184)	35.7±13.6 (0.196)	20.7±13.3 (0.374)	49.9±16.1 (0.269)	37.6±21.6 (0.233)
侧生小叶长 LLL	78.8±66.4 (0.476)	28.5±16.1 (0.262)	—	73.3±16.8 (0.159)	71.6±20.0 (0.162)	37.1±11.0 (0.189)	90.0±55.2 (0.312)	—	46.5±31.5 (0.294)
侧生小叶宽 WLL	27.4±19.6 (0.428)	18.5±9.1 (0.239)	—	71.6±20.0 (0.162)	35.3±9.1 (0.184)	19.3±7.5 (0.185)	12.9±5.1 (0.248)	—	28.9±18.2 (0.178)
顶生小叶长宽 比 LRT	7.6±6.8 (0.796)	1.9±1.0 (0.192)	2.5±1.5 (0.405)	1.7±0.7 (0.322)	1.9±0.6 (0.158)	1.8±0.7 (0.236)	7.7±6.7 (0.605)	2.1±0.5 (0.178)	1.8±0.9 (0.197)
侧生小叶长宽 比 LRL	7.3±6.4 (1.086)	1.8±0.8 (0.154)	—	2.1±0.4 (0.119)	2.0±0.4 (0.303)	2.6±1.4 (0.295)	8.8±4.9 (0.335)	—	1.7±0.8 (0.176)
花序长 LIN	397.9±377.0 (0.748)	68.2±33.3 (0.282)	159.8±42.1 (0.178)	205.4±147.4 (0.552)	227.8±57.1 (0.167)	133.5±46.8 (0.221)	210.4±121.0 (0.310)	149.2±31.0 (0.199)	397.9±377.1 (0.591)
花梗长 LPD	9.7±7.1 (0.345)	6.2±2.8 (0.220)	10.7±2.1 (0.151)	13.4±3.4 (0.148)	4.9±0.9 (0.113)	6.4±2.3 (0.295)	7.8±1.8 (0.104)	3.2±0.5 (0.191)	9.2±6.4 (0.218)
花萼长（花 期）LCL	7.9±5.3 (0.481)	5.5±2.6 (0.191)	10.1±1.0 (0.102)	8.6±1.5 (0.177)	6.5±1.2 (0.113)	—	5.5±1.4 (0.191)	7.7±0.4 (0.048)	7.9±5.3 (0.247)
旗瓣长 LSA	4.5±3.3 (0.235)	2.9±1.7 (0.277)	2.2±0.5 (0.233)	6.6±1.3 (0.131)	3.4±0.7 (0.139)	2.1±0.1 (0.040)	5.3±0.5 (0.098)	2.7±0.7 (0.280)	3.7±2.0 (0.201)
果柄长 LPT	13.6±10.7 (0.488)	—	17.7±6.6 (0.289)	12.0±2.1 (0.134)	5.4±1.9 (0.094)	8.0±2.9 (0.195)	7.98±1.6 (0.094)	3.3±0.4 (0.117)	12.2±3.4 (0.123)
荚果长 LPO	19.6±14.7 (0.444)	—	27.0±7.3 (0.158)	8.3±3.4 (0.345)	18.3±5.2 (0.208)	10.2±2.9 (0.157)	9.9±4.2 (0.254)	10.1±2.9 (0.298)	15.0±9.5 (0.309)
荚节数 NAR	3~9 (0.252)	3~9 (0.363)	—	3~5 (0.010)	5~8 (0.056)	5~7 (0.056)	3~7 (0.186)	5~7 (0.000)	3~7 (0.194)
荚节长 LAR	2.9±2.1 (0.212)	3.3±0.4 (0.065)	3.12±1.1 (0.252)	3.7±1.2 (0.284)	3.6±0.7 (0.126)	1.7±0.5 (0.189)	3.0±1.0 (0.185)	3.0±1.0 (0.308)	2.7±1.9 (0.198)
荚节长 LAR	2.1±1.2 (0.181)	2.3±0.4 (0.114)	2.62±0.5 (0.134)	2.2±0.9 (0.254)	2.7±0.3 (0.084)	1.6±0.7 (0.266)	2.2±1.1 (0.221)	1.8±0.8 (0.426)	2.1±1.2 (0.283)
种子长 LSE	2.3±1.2 (0.164)	2.1±0.6 (0.136)	—	—	2.3±0.2 (0.107)	—	—	1.4±0.3 (0.221)	2.7±0.8 (0.141)
种子宽 WSE	1.6±0.6 (0.142)	1.5±0.3 (0.110)	—	—	1.4±0.1 (0.090)	—	—	1.4±0.1 (0.075)	1.7±0.6 (0.159)

注：括号中为变异系数，——表示该值不存在，—表示该值未观测到性状。下同。

Note: Coefficient of variation (*CV*) is shown in parentheses, and —— indicates that the value does not exist, — indicates that the character was not observed. The same below.

表 4 蝙蝠草属和算珠豆属的 21 种数量性状的均值分析表

Table 4 Mean value analysis of 21 quantitative traits in *Christia* and *Urariopsis*

性状 Trait	蝙蝠草属 <i>Christia</i>	台湾蝙蝠草 <i>C. campanulata</i>	长管蝙蝠草 <i>C. constricta</i>	海南蝙蝠草 <i>C. hainanensis</i>	铺地蝙蝠草 <i>C. obcordata</i>	蝙蝠草 <i>C. vespertilionis</i>	算珠豆属 <i>Urariopsis</i>	短序算珠豆 <i>U. brevissima</i>	算珠豆 <i>U. cordifolia</i>
叶长 LLE	81.4±71.9 (0.810)	123.2±30.2 (0.125)	26.4±3.7 (0.084)	35.8±14.1 (0.257)	31.9±22.4 (0.333)	40.8±31.2 (0.361)	126.4±49.8 (0.175)	108.9±32.3 (0.185)	130.3±45.9 (0.174)
叶柄长 LPE	19.5±14.5 (0.313)	22.1±8.9 (0.180)	7.4±2.5 (0.198)	14.0±3.5 (0.143)	16.8±11.6 (0.396)	19.7±14.3 (0.371)	39.9±21.9 (0.079)	36.5±10.1 (0.155)	39.9±21.9 (0.287)

托叶长 LST	10.6±9.3 (0.878)	15.1±4.7 (0.150)	3.6±1.0 (0.202)	5.0±1.4 (0.214)	2.5±1.2 (0.233)	4.5±3.1 (0.387)	3.2±1.7 (0.373)	2.7±1.3 (0.349)	3.4±1.5 (0.299)
小叶数 NLE	1~3 (0.380)	1~3 (0.000)	1~3 (0.323)	3 (0.000)	1~3 (0.328)	1~3 (0.453)	1 (0.471)	1 (0.000)	1 (0.000)
顶生小叶长 LTL	63.4±59.2 (1.150)	92.1±30.6 (0.156)	16.5±5.1 (0.164)	15.2±5.0 (0.222)	12.1±6.7 (0.241)	13.4±9.2 (0.325)	111.4±64.1 (0.292)	71.7±24.3 (0.209)	124.1±51.5 (0.272)
顶生小叶宽 WTL	64.2±56.5 (0.645)	53.7±20.7 (0.165)	19.9±4.3 (0.130)	17.2±7.4 (0.225)	17.1±9.4 (0.265)	69.4±51.3 (0.360)	75.1±41.6 (0.268)	56.8±23.3 (0.246)	87.8±28.9 (0.229)
侧生小叶长 LLL	44.3±38.4 (0.949)	57.6±25.1 (0.189)	12.6±2.0 (0.099)	12.6±4.5 (0.220)	11.2±5.3 (0.264)	15.6±8.4 (0.242)	—	—	—
侧生小叶宽 WLL	21.5±16.4 (0.529)	25.6±8.5 (0.156)	10.6±1.6 (0.098)	8.7±2.8 (0.193)	10.3±5.3 (0.293)	25.1±12.8 (0.246)	—	—	—
顶生小叶长宽比 LRT	1.4±1.3 (0.748)	1.9±0.8 (0.128)	0.8±0.2 (0.121)	0.8±0.3 (0.229)	0.9±0.3 (0.133)	0.6±0.4 (0.705)	1.3±0.3 (0.007)	1.3±0.3 (0.112)	1.3±0.3 (0.141)
侧生小叶长宽比 LRL	1.9±1.1 (0.447)	2.5±1.0 (0.153)	1.1±0.2 (0.121)	1.6±0.5 (0.165)	1.0±0.5 (0.111)	0.8±0.5 (0.235)	—	—	—
花序长 LIN	208.1±162.9 (0.170)	106.3±3.0 (0.040)	174.2±79.6 (0.336)	137.0±34.1 (0.180)	228.2±142.8 (0.391)	171.1±125.8 (0.296)	197.6±184.3 (1.053)	29.5±16.1 (0.304)	237.7±144.2 (0.496)
花梗长 LPD	3.8±2.8 (0.254)	4.0±0.5 (0.062)	2.6±1.6 (0.418)	3.8±2.8 (0.659)	3.3±1.6 (0.252)	3.1±1.5 (0.185)	10.1±4.5 (0.248)	11.3±3.3 (0.140)	8.6±2.9 (0.204)
花萼长（花期） LCL	6.4±1.1 (0.028)	—	6.4±1.2 (0.122)	—	—	6.6±0.2 (0.043)	5.7±2.2 (0.215)	6.1±0.2 (0.042)	5.7±2.2 (0.252)
旗瓣长 LSA	6.2±5.2 (0.585)	5.3±1.5 (0.233)	1.6±0.6 (0.315)	—	5.87±0.7 (0.096)	7.6±3.9 (0.271)	3.9±1.2 (0.283)	4.0±1.1 (0.277)	3.6±0.9 (0.149)
果柄长 LPT	3.3±1.6 (0.060)	—	—	—	3.3±1.6 (0.237)	3.4±0.8 (0.118)	9.7±3.4 (0.097)	9.7±3.4 (0.174)	9.5±0.8 (0.060)
荚果长 LPO	6.5±5.0 (0.485)	—	—	—	4.9±3.4 (0.365)	6.7±4.8 (0.293)	5.4±4.2 (0.505)	4.6±3.4 (0.424)	—
荚节数 NAR	1~5 (0.157)	—	—	—	2~4 (0.135)	1~5 (0.198)	1~6 (0.092)	1~4 (0.000)	4~6 (0.092)
荚节长 LAR	2.5±1.2 (0.118)	—	—	—	2.5±0.7 (0.132)	2.5±1.2 (0.179)	2.60±0.7 (0.336)	2.8±0.7 (0.160)	—
荚节宽 WAR	2.1±0.9 (0.204)	—	—	—	1.6±0.4 (0.147)	2.2±0.8 (0.152)	2.4±0.8 (0.175)	2.4±0.8 (0.225)	—
种子长 LSE	1.7±0.7 (0.138)	—	—	—	1.5±0.5 (0.187)	1.8±0.7 (0.144)	—	—	—
种子宽 WSE	1.2±0.7 (0.155)	—	—	—	1.2±0.6 (0.232)	1.53±0.4 (0.117)	—	—	—

2.2 非参数检验

由于方差分析显示方差不齐，因此采用非参数检验（Kruskal-Wallis 检验）来进行处理。结果显示，21 个数量性状（表 5）的渐进显著性都远小于 0.01，可以显著拒绝原假设，即认为这些性状不是全部来自具有相同分布的总体。同时，3 个质量性状在属间及种间具有一定差异，这 24 个性状在狸尾豆属及其近缘属的 15 个种间的差异具有统计学意义。

表 5 21 个数量性状的非参数检验

Table 5 Kruskal-Wallis test of the 21 quantitative traits

性状 Trait	检验统计量 Test statistic	自由度 Degree of freedom	渐近显著性 Progressive significance
叶长 LLE	0.088	15	0.000
叶柄长 LPE	0.126	15	0.000
托叶长 LST	0.1	15	0.000
小叶数 NLE	0.054	14	0.000
顶生小叶长 LTL	0.119	15	0.000
顶生小叶宽 WTL	0.115	15	0.000
侧生小叶长 LLL	0.106	11	0.000
侧生小叶宽 WLL	0.052	11	0.000

顶生小叶长宽比 LRT	0.274	15	0.000
侧生小叶长宽比 LRL	0.319	11	0.000
花序长 LIN	0.107	15	0.000
花梗长 LPD	0.126	15	0.000
花萼长（花期） LCL	0.066	11	0.000
旗瓣长 LSA	0.2	14	0.000
果柄长 LPT	0.194	11	0.000
荚果长 LPO	0.14	11	0.000
荚节长 LAR	0.04	12	0.000
荚节宽 WAR	0.037	12	0.000
荚节数 NAR	0.106	9	0.000
种子长 LSE	0.63	6	0.000
种子宽 WSE	0.048	6	0.000

2.3 主成分分析

分别对狸尾豆属及其近缘属整体及各属进行主成分分析。图 2 结果显示，24 个性状在狸尾豆属、蝙蝠草属、算珠豆属、整体上的第一主成分贡献率分别为 37.796%、37.912%、51.091%、37.208%，第二主成分贡献率为 26.799%、26.223%、23.826%、13.869%。狸尾豆属中的叶长、小叶数、顶生小叶长和宽、侧生小叶长和宽、旗瓣长、花序类型和花序轴上的毛被，蝙蝠草属的叶长、托叶长、顶生小叶长和宽、侧生小叶长和宽，以及算珠豆属的叶长、顶生小叶长和宽、花序长，贡献值的绝对值均在 0.8 以上。通过 3 个属的属内种间的性状贡献值与其整体的性状贡献值相比可以看出，属间贡献值大于 0.8 的性状在各属的属内种间均较为显著；叶长和顶生小叶长在整体与狸尾豆属、蝙蝠草属和算珠豆属的种间均显著，贡献值分别为 0.896、0.913、0.886、0.886 和 0.966、0.911、0.968、0.935；顶生小叶长和宽、侧生小叶长和宽在属间与狸尾豆属和蝙蝠草属中均显著，属内种间贡献值分别为 0.911、0.912、0.922、0.908 和 0.968、0.863、0.947、0.935；果柄长在整体和狸尾豆属中均较显著，贡献值在整体和属内种间分别为-0.865 和-0.723。

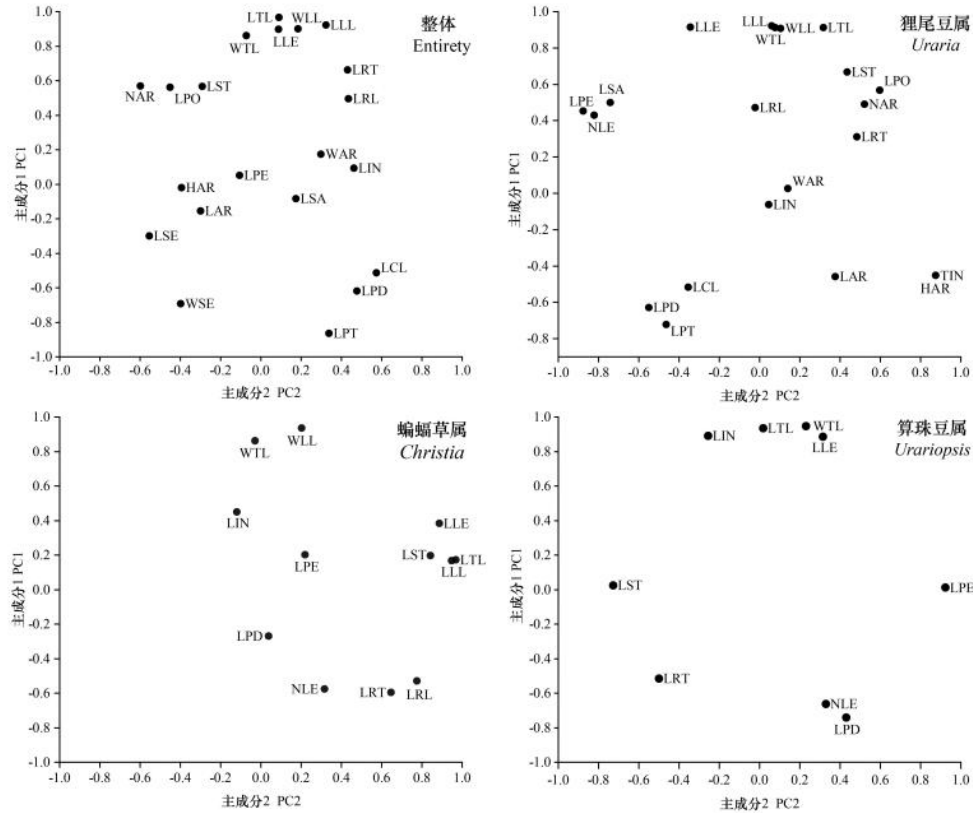


图 2 狸尾豆及其近缘属的主成分载荷值

Fig. 2 Principal component load values of *Uraria* and its related genera

2.4 聚类分析

根据 24 个性状的相关性分析结果，排除叶长、侧生小叶长、侧生小叶宽、侧生小叶长宽比、花梗长、果柄长、种子长这 7 个与其他性状相关性较强的性状后，进行聚类分析。图 3 结果显示，在欧氏距离约为 22.5 时，15 个种聚为 2 支，其中美花狸尾豆和猫尾草聚为一支，其余 13 个种聚为一支；在欧氏距离为 16.5 时，15 个种聚为 4 支，其中美花狸尾豆和猫尾草各聚为一支，海南蝙蝠草、铺地蝙蝠草、长管蝙蝠草、蝙蝠草聚为一支，狸尾豆、福建狸尾豆、长圆叶狸尾豆、钩柄狸尾豆、短序算珠豆、算珠豆、滇南狸尾豆、中华狸尾豆和台湾蝙蝠草聚为一支。

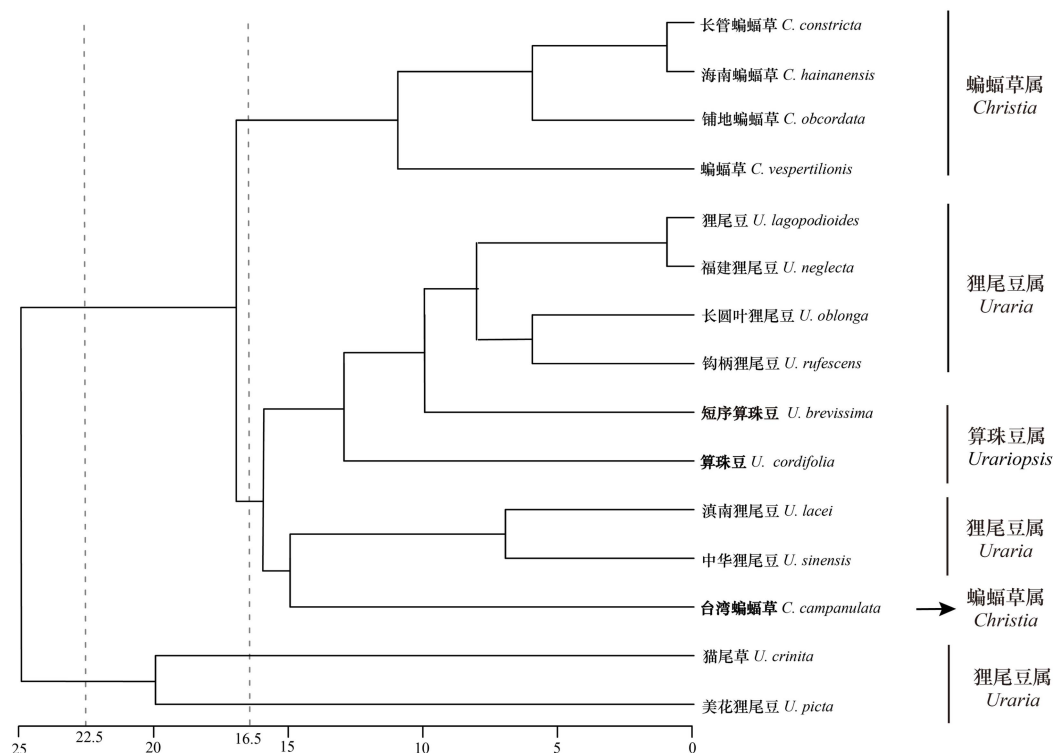


图 3 狸尾豆及其近缘属的聚类分析图

Fig. 3 The clustering analysis of *Uratia* and its related genera

3 讨论

3.1 狸尾豆属及其近缘属的形态变异

植物表型多样性是其遗传适应性与环境多样性共同作用的结果，反映植物对不同环境的适应程度，而变异系数是衡量物种的表型变异的重要指标之一（杨继，1991；Pigliucci et al., 2006；Verbeeck et al., 2014；Saenger et al., 2018；艾喆等，2020）。通过对不同居群标本形态特征的统计分析，我们发现，狸尾豆属和蝙蝠草属植物的叶长、叶柄长和托叶长等叶相关性状具有较高的变异水平（平均变异系数分别为 0.54 和 0.68），而花和果实相关性状变异较小（平均变异系数分别为 0.34 和 0.21），表明繁殖器官相较于营养器官更稳定，不易受到环境的影响，具有较高的分类价值（兰庆等，2019；童跃伟，2019）。

《中国植物志》和 *Flora of China* (FOC) 中记载的植物分类和形态描述为植物科学相关研究提供了极为重要的基础数据，然而由于当时标本采集程度以及信息化水平等的限制，导致部分类群形态特征的描述并不是十分全面和准确（黄普华，2017；邵丽鸳等，2021；杨军等，2023）。本研究在居群水平上，通过对大量标本的观察统计和分析，并与《中国植物志》和 FOC 中描述的各物种特征进行比较，对狸尾豆属及其近缘属的形态特征进行了补充完善。

在狸尾豆属中，本研究支持将小叶数、花序类型、花序长作为种间分类性状。豆科植物荚果的形态特征具有重要的分类学意义，如山蚂蝗属植物的荚果表面毛状体的类型，如钩状毛、单列细胞毛和锥形毛等；木蓝属植物的荚果的形状，如直立、弯曲或镰刀形等，（Leite et al., 2009；Freitas et al., 2014；史传奇，2016）。《中国植物志》和 FOC 仅关注

了荚果的毛被类型在属内种间的分类学意义（杨衔晋等，1995；Huang et al., 2010），本研究结果表明在狸尾豆属中，荚果长也具有较高的分类价值。对于狸尾豆属中的近缘种猫尾草和美花狸尾豆，《中国植物志》和 FOC 将小叶数量、小叶宽和小叶形状作为其种间分类性状；本研究发现这两个物种的小叶数量和小叶形状在种内具有较高的变异水平，且在中间存在重叠，而顶生小叶长宽比、叶柄长和花梗长可以作为其种间有价值的分类性状。

在蝙蝠草属中，《中国植物志》和 FOC 均将顶生小叶长和荚果的荚节数目作为区分海南蝙蝠草和其近缘种铺地蝙蝠草的主要形态特征，本研究基于大量标本的分析表明这两个性状的种间变异存在较大重叠，不支持将其作为这两个种的分类特征，而建议将托叶长和花序长作为区分这两个近缘种的重要分类特征。此外，对于蝙蝠草属有争议的物种台湾蝙蝠草，除顶生小叶长宽比、叶脉数及花萼顶部两片是否合生以外（杨衔晋等，1995；Huang et al., 2010），其顶生小叶长和宽以及侧生小叶长也与其他物种有明显区别。

在算珠豆属中，算珠豆（*Urariopsis cordifolia*）和短序算珠豆（*U. brevissima*）在《中国植物志》和 FOC 中是以叶片形状、花序长和花梗在结果时是否弯曲来区分，本研究结果支持将花序长作为划分两个种的分类依据（杨衔晋等，1995；Huang et al., 2010）。

3.2 狸尾豆属及其近缘属的数量分类

在数量分类学中，主成分分析和聚类分析常用于反映不同类群间的差异和关系（陈晓蓉等，2014；薛昱婷等，2022；何潇等，2023）。本研究中主成分分析结果表明，叶长、顶生小叶长和宽、花萼在花后是否膨大是狸尾豆属和蝙蝠草属的属间分类特征。狸尾豆属植物的叶长、侧生小叶长、旗瓣长、花序类型及花序轴的毛被类型，蝙蝠草属植物的叶长、托叶长、顶生小叶长和侧生小叶长，以及算珠豆属植物的花序长，在属内种间变异较大，可以分别作为各属内种间分类的主要形态学依据。

目前，有关狸尾豆属及近缘属分类和进化相关的研究还很少，基于大量形态学数据的数量分类学研究可以为狸尾豆属及近缘属的分类界定和进化研究提供依据，本研究中聚类分析结果表明，狸尾豆属（台湾蝙蝠草除外）与蝙蝠草属的属间界限清晰；而狸尾豆属与算珠豆属的属间界限不清晰。本研究也对有分类争议的类群的分类修订提供了形态学证据。依据荚果的各荚节连接点位于中央的特征，算珠豆属被独立为属（Gagnepain et al., 1938；Van et al., 1961；Huang et al., 2010），但本研究结果表明算珠豆属与狸尾豆属植物其余多个形态性状的变异在属间存在重叠，且聚类分析支持将算珠豆属并入狸尾豆属（Kenicer, 2005；Ohashi et al., 2006）。杨衔晋等（1981，1985）将台湾蝙蝠草按照其花萼在花期后膨大的特征将其归入蝙蝠草属，而本研究结果表明台湾蝙蝠草在叶长、托叶长、侧生小叶长等叶部分的形态性状更接近于狸尾豆属，且聚类分析结果中台湾蝙蝠草与狸尾豆属物种聚为一支，显示出更近的亲缘关系，支持将台湾蝙蝠草归入狸尾豆属，与基于叶脉序特征的研究结果一致（段微微等，2023）。此外，长圆叶狸尾豆与狸尾豆属物种聚为一个支系，与基于 SSR 数据的研究结果一致（Liu et al., 2023），也进一步支持 Ohashi 等（2018）将长圆叶狸尾豆并入狸尾豆属的分类处理。

4 结论

形态变异研究是基于大量形态数据进行的统计学分析，具有一定的客观性，通过对形态数据的解析，以此来提供更多的分类学信息，如与采集地的地理和生态信息结合可以得

出物种在不同环境下的变异规律。本研究在居群水平上,对中国狸尾豆属及其近缘属植物进行了形态特征的观察统计和分析,揭示了这3个属15个种的属内属间及种内种间的形态变异规律和种间关系,为后续分析地理上的不同变异提供基础。然而,本研究所采集标本的一些关键性状缺失,如海南蝙蝠草、铺地蝙蝠草和长管蝙蝠草的部分花和果实性状残缺,导致数据不够完整。因此,对狸尾豆及其近缘属的分类研究仍需更加详细全面的形态数据,以及与化学分类学和分子系统学等方面数据的综合探究。

参考文献:

- AI Z, XU TT, ZHOU ZN, et al., 2020. Leaf morphological trait variations in natural populations of *Caragana microphylla* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 40(9): 1595–1604. [艾喆, 徐婷婷, 周兆娜, 等, 2020. 小叶锦鸡儿天然居群叶形态性状变异研究 [J]. 西北植物学报, 40(9): 1595–1604.]
- BARLEY AJ, WHITE J, DIESMOS AC, et al., 2013. The challenge of species delimitation at the extremes: diversification without morphological change in philippine sun skinks [J]. Evolution, 67(12): 3556–3572.
- CHEN XR, PAN QH, GONG QL, et al., 2014. Systematic relationship on morphological variation types of wild relative species of *Boehmeria* [J]. Plant Fiber Sciences in China, 36(5): 217–223. [陈晓蓉, 潘其辉, 龚秋林, 等, 2014. 基于苧麻属野生近缘种形态变异类型的系统关系研究 [J]. 中国麻业学, 36(5): 217–223.]
- DE H A, BOSMAN MT, GEESINK R, 1980. *Urariopsis* reduced to *Uraria* (Leguminosae-Papilionoideae) [J]. Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants, 26(2): 439–444.
- DUAN WW, ZHOU SM, ZHAO XL, 2023. Analysis on the characteristics of leaf venation of *Uraria* Desv. and its relative genera in China [J]. Fujian Agricultural Science and Technology, 54(2): 34–45. [段微微, 周盛茂, 赵雪利, 2023. 中国狸尾豆属及其近缘属植物的叶脉序特征分析 [J]. 福建农业科技, 54(2): 34–45.]
- DUOCET GROUP, 2016 onwards. Duocet Wiki of Plants [EB/OL]. <http://duocet.ibiodiversity.net/> [多识团队, 2016 至今. 多识植物百科 [EB/OL]. <http://duocet.ibiodiversity.net/>.]
- FREITAS DM, REIS A, BORTOLUZZI RLC, et al., 2014. Morphological and Micromorphological characteristics of *Desmodium* fruits (Leguminosae-Papilionoideae) [J]. Revista de Biologia Tropical, 62(4): 1597–1608.

- GAGNEPAIN F, HUMBERT H, 1938. Supplément à la Flore générale de l'Indo-Chine [M]. Paris: Bulletin de la Société Botanique de France.
- HE X, DUAN HL, LUO LJ, et al., 2023. The Study on Morphological Characteristics Variations of *Zoysia* Willd. [J]. Molecular Plant Breeding, 10(4): 1–23. [何潇, 段宏利, 罗丽娟, 等, 2023. 结缕草属种质资源形态特征变异 [J]. 分子植物育种, 10(4): 1–23.]
- HUANG PH, OHASHI H, 2010. *Uraria* Desvaux, *Christia* Moench and *Urariopsis* Schindler [M]//WU ZY, RAVEN PH, eds. Flora of China: Vol 10. Beijing: Science Press and Saint Louis & Missouri Botanical Garden Press: 286–290.
- HUANG PH, 2017. The review and product of compiling *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* [J]. Plant Science Journal, 35(3): 465–468. [黄普华, 2017. 编研《中国植物志》的回顾和体会 [J]. 植物科学学报, 35(3): 465–468.]
- HUTCHINSON J, 1964. The genera of flowering plants [M]. Oxford: Clarendon Press, 1: 481.
- JABBOUR F, GAUDEUL M, LAMBOURDIERE J, et al., 2018. Phylogeny, biogeography and character evolution in the tribe *Desmodieae* (Fabaceae: Papilionoideae), with special emphasis on the New Caledonian endemic genera [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 118(1): 108–121.
- JACOBS SJ, HERZOG S, TANK DC, 2019. Quantifying morphological variation in the *Castilleja pilosa* species complex (Orobanchaceae) [J]. PeerJ, 7: e7090.
- LAN Q, LIU GH, XU X, et al., 2019. Comparative morphology of *Acer stenolobum* and its relevant species and their taxonomy significance [J]. Acta Botanica Bor.-Occidentalia Sinica, 39(1): 92–101. [兰庆, 刘果厚, 胥晓, 等, 2019. 细裂槭与其近源种的比较形态学及分类学研究 [J]. 西北植物学报, 39(1): 92–101.]
- LEE JJ, SAIFUL YL, KASSIM NK, et al., 2020. Cytotoxic activity of *Christia vespertilionis* root and leaf extracts and fractions against breast cancer cell lines [J]. Molecules, 25(11): 2610.
- LEITE VG, MARQUIAFANEL FS, MORSEDD DDP, et al., 2009. Fruit anatomy of neotropical species of *Indigofera* (Fabaceae: Papilionoideae) with functional and taxonomic implications [J]. Journal of the Torrey Botanical Society, 136(2): 203–211.
- LIU CY, ZHANG MM, ZHAO XL, 2023. Development of unigene-derived SSR markers from RNA-seq data of *Uraria lagopodioides* (Fabaceae) and their application in the genus *Uraria* Desv. (Fabaceae) [J]. BMC Plant Biol, 23(1): 87–97.

- KENICER G, 2005. Legumes of the World [M]. London: Royal Botanic Gardens.
- MA XL, JIA LK, CAO Q, et al., 2022. Numerical taxonomy on *Saxifraga diversifolia* complex (Saxifragaceae) [J]. Bulletin of Botanical Research, 42(4): 536–543.[马小磊, 贾留坤, 曹倩, 等, 2022. 虎耳草属异叶虎耳草复合群的数量分类学研究[J]. 植物研究, 42(4): 536–543.]
- MEEUWEN MV, NOOTEBOOM H, STEENIS CJ, 1961. Preliminary revisions of some genera of Malaysian Papilionaceae I [J]. Reinwardtia, 5(4): 426.
- OHASHI H, IOKAWA Y, PHON PD, 2006. The genus *Uraria* (Leguminosae) in China [J]. The journal of Japanese botany, 81(6): 332–361.
- OHASHI H, IOKAWA YA, 2007. Revision of *Uraria* (Leguminosae) in Taiwan [J]. Taiwaniana, 52(2): 177–183.
- OHASHI K, OHASHI H, NEMOTO T, et al., 2018. Phylogenetic analyses for classification of the *Desmodium* group of Leguminosae tribe Desmodieae 2 — two new genera separated from *Desmodium* and two new combinations in *Grona* and *Sohmaea* [J]. The Journal of Japanese Botany, 93(3): 293–306.
- PIGLIUCCL M, MURREN CJ, SCHLICHTING CD, 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation [J]. The Journal of Experimental Biology, 209(12): 2362–2367.
- RAKIC T, ŽIVKOVIC I, ŠINZAR SJ, et al., 2012. Morphological variation within the *Edraianthus graminifolius* complex (Campanulaceae) from the central Balkan Peninsula—Evidence from multivariate statistical analysis [J]. Flora, 207(5): 354–364.
- SAENGER P, WEST PW, 2018. Phenotypic variation of the mangrove species *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. from seven provenances around Australia [J]. Aquatic Botany, 149: 28–32.
- SCHINDLER AK, 1916. Desmodinae novae [M]. Paris: Éditeur Non Identifié.
- SHAO LY, LI X, ZHANG GF, 2021. A correction of flower features of *Maianthemum japonicum* (A. Gray) LaFrankie (Liliaceae) in *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* [J]. Bulletin of Botanical Research, 41(4): 488–490. [邵丽鸳, 李雪, 张光富, 2021. 关于《中国植物志》中鹿药（百合科）花特征的纠正 [J]. 植物研究, 41(4): 488–490.]
- SHI CQ, 2016. Study on the morphology and systematics of Leguminosae in Northeastern China[D]. Harbin: Harbin Normal University. [史传奇, 2016. 东北豆科植物形态学及系统学研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学.]

- SIVAKUMAR K, MOHANDASS S, DEVIKA V, 2012. In vitro antioxidant and free radical scavenging activity of root extracts of *Uraria lagopoides* [J]. International Journal of Pharma and Bio Sciences, 2(3): B1–B9.
- THIEN DD, THUY TT, ANH N TH, et al., 2021. A new isoflavanone from *Uraria crinite* [J]. Natural Product Research, 35(13): 2211–2217.
- THIEN DD, TAI BH, DAI TD, et al., 2022. New phenolics from *Uraria crinita* (L.) DC. [J]. Natural Product Research, 36(13): 3381–3388.
- TONG Y W, TANG Y, CHEN H, et al., 2019. Phenotypic diversity of *Pinus koraiensis* populations in a seed orchard [J]. Acta Ecologica Sinica, 39(17): 6341–6348. [童跃伟, 唐杨, 陈红, 等, 2019. 红松种子园种群表型多样性研究 [J]. 生态学报, 39(17): 6341–6348.]
- VAN MMS, NOOTEBOOM HP, VAN SC, 1961. Preliminary revisions of some genera of Malaysian Papilionaceae I [J]. Reinwardtia, 5(4): 419–456.
- VERBEECK H, BETEHNDON E, MAES WH, et al., 2014. Functional leaf trait diversity of 10 tree species in Congo lese secondary tropical forest [J]. Journal of Tropical Forest Science, 26(3): 409–419.
- WIECLAW H, SZENEJKO M, KULL T, et al., 2021. Morphological variability and genetic diversity in *Carex buxbaumii* and *Carex hartmaniorum* (Cyperaceae) populations [J]. PeerJ, 9: e11372.
- XUE YT, LIU J, LIU XL, et al., 2022. Quantitative classification and principal component analysis of 18 *Hibiscus mutabilis* cultivars and 2 related species [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 42(1): 70–77. [薛昱婷, 刘军, 刘晓莉, 等, 2022. 18 个木芙蓉品种与 2 个近缘种的数量分类和主成分分析 [J]. 中南林业科技大学学报, 42(1): 70–77.]
- YANG J, 1991. Intraspecific variation in plant and the exploring methods [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 9(2): 185–195. [杨继, 1991. 植物种内形态变异的机制及其研究方法[J]. 武汉植物学研究, 9(2): 185–195.]
- YANG J, HE J, YANG Y, et al., 2023. Revisions on *Nymphaea candida* Presl in Flora Reipublicae Popularis Sinicae [J]. Shandong Forestry Science and Technology, 53(3): 111–114. [杨军, 何江, 杨媛, 等, 2023. 关于《中国植物志》中雪白睡莲的修订 [J]. 山东林业科技, 53(3): 111–114.]

- YANG XJ, HUANG PH, 1981. A revision of the genus *Uraria* Desv. (Leguminosae) in China[J].
Bulletin of Botanical Research, 1(3): 1-20.[杨衔晋, 黄普华, 1981. 国产狸尾豆属的研究[J].
植物研究, 1(3): 1-20.]
- YANG X J, HUANG P H, 1995. Flora Relipublicae Popularis Sinicae: vol 41 [M]. Beijing:
Science Press: 66-84.[杨衔晋, 黄普华, 1995. 中国植物志: 第 41 卷 [M].北京: 科学出版
社: 66-84.]
- ZHAO X L, YANG L N, ZHU Z M, et al, 2020. Morphological variation of *Indigofera b
ungeana* complex [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Science), 40(2):
63-70.[赵雪利, 杨丽娜, 朱章明, 等, 2020. 河北木蓝复合群的形态变异研究 [J]. 西南
林业大学学报 (自然科学), 40(2): 63-70.]